

*Modélisation de l'architecture et du mode
de floraison des bouts pendants de la
Vanille (Vanilla planifolia) à l'Ile de la
Réunion.*

Convention Coopérative Agricole des
Producteurs de Vanille / Laboratoire de
Modélisation du CIRAD/GERDAT.

D. BARTHELEMY
F. BLAISE
Y. GUEDON
Ph. de REFFYE

Décembre 1991
Laboratoire de Modélisation du CIRAD/GERDAT

La vanille.

Avant propos.

L'étude présentée dans ce rapport fait suite à une mission effectuée entre le 19 novembre et le 28 novembre 1990 par Daniel BARTHELEMY (botaniste au Laboratoire de Modélisation du CIRAD/GERDAT de Montpellier) auprès de la Coopérative Agricole des Producteurs de Vanille de l'Ile de la Réunion.

Le but de cette mission était d'analyser sur le terrain les problèmes posés par la floraison de la vanille et d'apporter un soutien scientifique à M. J.G. FOUCHE dans le cadre de son travail de thèse.

Suite à cette mission et au travail de M. J.G. FOUCHE, il est en effet apparu que la compréhension du déterminisme de la floraison et de l'induction florale du vanillier nécessitait une analyse fine de la répartition des inflorescences sur les tiges de cette plante (Cf. Rapport de mission de M. D. BARTHELEMY).

Pour cela, la Coopérative Agricole des Producteurs de Vanille a confié au Laboratoire de Modélisation du CIRAD/GERDAT la réalisation d'une étude sur l'influence de la décapitation et du bouclage sur la floraison et l'architecture des bouts pendants de la Vanille. L'objectif de cette recherche effectuée dans le cadre d'une convention entre les deux organismes sus-cités, était de réaliser l'analyse mathématique (modélisation) de l'architecture et de la répartition des inflorescences sur les bouts pendants du vanillier.

Cette étude a porté sur :

- La formation de Monsieur FOUCHE aux méthodes d'observation et la réalisation d'observations sur le terrain.
- Le rassemblement des données chiffrées et la confection d'un fichier de paramètres particulier.
- L'analyse des données récoltées par la méthode développée au sein du Laboratoire de Modélisation.

Le présent rapport constitue un compte rendu technique de la réalisation de ces travaux.

I) Introduction.

La vanille est une liane de la famille des orchidaceae dont le mode de développement est essentiellement monopodial, c'est-à-dire que les méristèmes végétatifs, en l'absence de traumatisme, ont la faculté de fonctionner indéfiniment.

Dans les conditions naturelles, la plante s'enracine dans le sol par des racines longues qui partent de la base des tiges, et s'agrippe aux arbres supports par d'autres racines plus courtes dont la fonction semble être uniquement liée à l'accrochage. En l'absence de traumatisme, les inflorescences se développent à environ une vingtaine de noeuds du sommet en croissance. Par contre, si l'apex est brûlé par le soleil, s'il meurt ou s'il est cassé par le vent, on note une répartition différente des inflorescences qui se développent préférentiellement au niveau des noeuds situés immédiatement sous le traumatisme.

En culture, les plants de vanillier sont soumis à la pratique du bouclage, mais la répartition des inflorescences reste soumise aux mêmes types de gradients que ceux observés en forêt et on note là encore le rôle fondamental de la mort d'apex (ici il s'agit le plus souvent d'une décapitation naturelle provoquée par des brûlures dues au soleil ou d'une décapitation volontaire effectuée par le planteur).

Les travaux de J.G. FOUCHE ayant montré que l'essentiel des inflorescences et donc des gousses de vanille était porté par les "*bouts pendants*" (tiges qui se décrochent du support et se mettent à pendre) ce sont ces structures particulières qui ont fait l'objet d'une analyse mathématique.

II) Matériel et méthode.

1) Matériel utilisé et données récoltées.

L'analyse a porté uniquement sur des bouts pendants de vanille étudiés en plantation sur le Centre Expérimental de la Coopérative de Vanille situé au Colosse. Les mesures ont été effectuées par M. J.G. FOUCHE au cours du mois de décembre 1990 et conformément à un protocole mis en place en collaboration avec le Laboratoire de Modélisation du CIRAD. Au total, 200 tiges ont été mesurées.

Pour chaque tige étaient notés :

- la structure de l'apex,
- la position exacte des inflorescences en fonction de son noeud porteur,
- la présence, le nombre de noeuds concernés et la position exacte des arcures successives,
- le lieu d'insertion du bout pendant sur l'axe porteur (arcure vers le haut, vers le bas, partie linéaire montante ou déclinante, ...)

2) Prise des données sur le terrain.

Chaque bout pendant a une structure très simple puisqu'elle n'est pas ramifiée végétativement. Il peut alors être représenté simplement par un schéma auquel correspond un mode de notation particulier.

Exemple 1: Bout pendant dont l'apex est mort naturellement.

- Schéma de la liane déroulée :

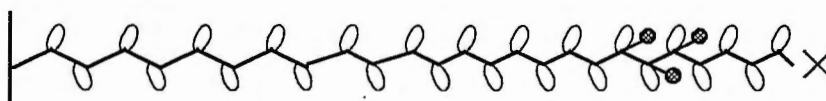


Figure 1

- Système de notation sur le cahier de terrain en tenant compte des arcures observées :

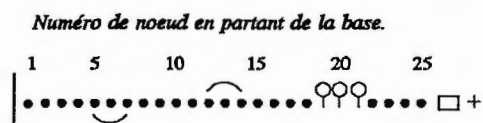


Figure 2

Exemple 2: Bout pendant dont l'apex a été décapité volontairement.

- Schéma de la branche déroulée :

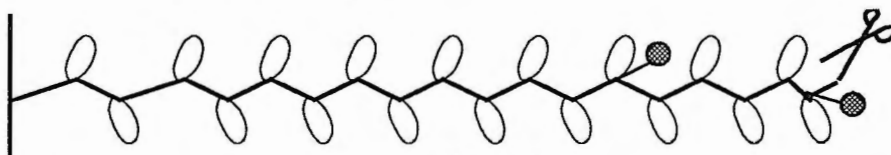


Figure 3

- Système de notation sur le cahier de terrain en tenant compte des arcures observées :

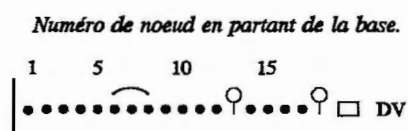


Figure 4

Symboles utilisés:

- Noeud sans fleur.
- ♀ Noeud avec fleur.
- + Apex mort naturellement.
- DV Décapitation volontaire.
- ▷ Apex en croissance.
- ● ● Arcure descendante de 3 noeuds.
- ● Arcure descendante de 2 noeuds.
- Arcure descendante de 1 noeud.
- ● ● Arcure montante de 3 noeuds.
- ● Arcure montante de 2 noeuds.
- Arcure montante de 1 noeud.
- Floraison terminale.

Figure 5

III) Modélisation des productions axillaires le long des axes végétatifs: Point de vue expérimental.

1) Introduction.

Dans un premier temps, nous allons définir quelques notions préalables.

Une tige est constituée d'une succession d'entre-nœuds et de nœuds, ces derniers portant des feuilles. L'entre-nœud est défini par la portion de tige comprise entre deux nœuds. L'axe végétatif est élaboré par le méristème terminal et il s'édifie par un double mécanisme :

- La croissance apicale : le méristème apical fabrique des ébauches microscopiques de nouveaux organes suivant un rythme (plastochrone). Ce mécanisme n'est pas visible car interne au méristème.

- La croissance internodale : les entre-nœuds s'allongent, les feuilles se déploient, c'est la partie visible de la croissance de la tige (plastochrone apparent).

Par ailleurs, à l'aisselle des feuilles se trouvent des méristèmes axillaires qui peuvent donner naissance à des axes végétatifs ou à des inflorescences. Ce sont des productions axillaires (P.A.). Ces P.A. se disposent d'une façon plus ou moins diffuse le long de la tige à l'aisselle des feuilles (Fig.6) sous forme de séries de présence/absence.

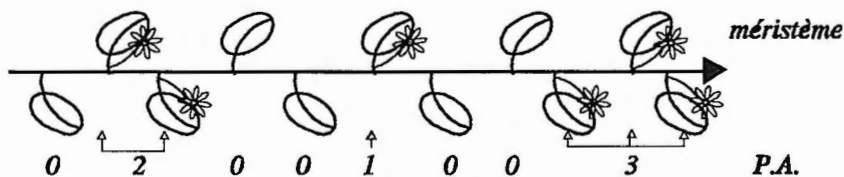


Figure 6

Le problème qui nous intéresse ici est de décrire numériquement ces séries et leurs alternances le plus fidèlement possible.

2) Mise en équation du problème.

Supposons que l'état (présence ou absence de P.A.) du nœud de rang n dépende uniquement de l'état du nœud de rang $n-1$.

Ainsi, appelons l'état 1 l'absence de P.A. et l'état 2 la présence de P.A.

p_1 désignera la probabilité d'avoir un nœud sans P.A. sachant que le nœud précédent n'a pas non plus de P.A. (Fig.7).

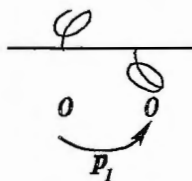


Figure 7

$1 - p_1$ désignera la probabilité d'avoir un noeud avec P.A. sachant que le noeud précédent ne porte pas de P.A. (Fig.8).

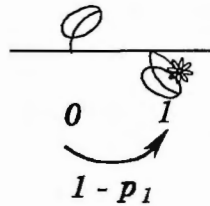


Figure 8

p_2 désignera la probabilité d'avoir un noeud avec P.A. sachant que le noeud précédent porte aussi une P.A. (Fig.9)

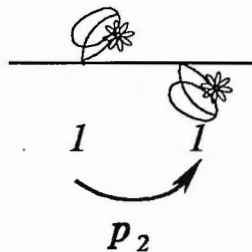


Figure 9

$1 - p_2$ désignera la probabilité d'avoir un noeud sans P.A. sachant que le noeud précédent porte une P.A. (Fig.10).

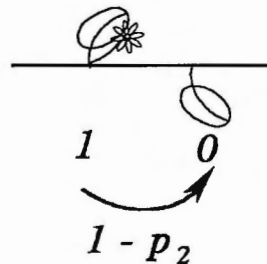


Figure 10

Plaçons nous dans le cas stable où p_1 et p_2 n'évoluent pas et restent donc constants tout le long de la tige. Etudions les conséquences de cette modélisation.

Les longueurs des séries de présences de P.A. et d'absences de P.A. suivent les lois géométriques suivantes :

$$\left\{ \begin{array}{l} P(X_1 = x) = (p_1)^{x-1} (1 - p_1) \text{ pour les absences de P.A.} \\ P(X_2 = x) = (p_2)^{x-1} (1 - p_2) \text{ pour les présences de P.A.} \\ \text{avec } x = 1, \dots, \infty \end{array} \right.$$

|| En effet, avoir x noeuds de même type à la suite revient à "rester" (x-1) fois dans l'état correspondant puis à en sortir.

Appelons $q_1(n)$ la proportion de noeuds de rang n avec P.A. et $q_2(n)$ la proportion de noeuds de rang n sans P.A. D'après les définitions précédentes, il est possible de déduire la proportion de noeuds de rang n avec ou sans P.A. des proportions de noeuds de rang $n-1$ avec P.A. et sans P.A.:

$$\begin{aligned} q_1(n) &= P(S_n=1) \\ &= P(S_n=1/S_{n-1}=1) P(S_{n-1}=1) + P(S_n=1/S_{n-1}=2) P(S_{n-1}=2) \\ &= q_1(n-1)p_1 + q_2(n-1)(1-p_2) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} q_2(n) &= P(S_n=2) \\ &= P(S_n=2/S_{n-1}=1) P(S_{n-1}=1) + P(S_n=2/S_{n-1}=2) P(S_{n-1}=2) \\ &= q_1(n-1)(1-p_1) + q_2(n-1)p_2 \end{aligned}$$

Ceci s'écrit matriciellement :

$$\begin{array}{ccc} (q_1(n), q_2(n)) &= & (q_1(n-1), q_2(n-1)) \begin{pmatrix} p_1 & 1-p_1 \\ 1-p_2 & p_2 \end{pmatrix} \\ \downarrow & & \downarrow \qquad \qquad \downarrow \\ Q(n) & & Q(n-1) \qquad P \end{array}$$

soit en simplifiant :

$$Q(n) = Q(n-1) P$$

De proche en proche, on montre ainsi que :

$$Q(n) = Q(n-r) P^r, \quad Q(n) = Q(0) P^n$$

2) définition du modèle mathématique

Sous cette forme, on met en évidence que cette modélisation correspond à la théorie des chaînes de Markov. Ici est caractérisée une chaîne de Markov, d'ordre 1, à deux états, "homogène dans le temps".

Une chaîne de Markov homogène d'ordre 1 est définie par le vecteur de probabilités initiales, noté Π , et par la matrice des probabilités de transition, notée P avec :

- $\pi_1 = P(S_0=1) = q_1(0)$, $\pi_2 = P(S_0=2) = q_2(0)$ avec $\pi_1 + \pi_2 = 1$,
- $p_1 = P(S_n=1/S_{n-1}=1)$, $1-p_1 = P(S_n=2/S_{n-1}=1)$.

L'ordre de la chaîne de Markov définit simplement la mémoire du processus. Ici, l'état du noeud de rang n ne dépend que de l'état du noeud de rang $(n-1)$, ce qui est directement traduit dans la définition des probabilités de transition. L'homogénéité signifie que les transitions effectués entre

2 noeuds successifs sont indépendantes du rang de ces noeuds.

Il est intéressant de caractériser une chaîne de Markov, soit par les lois de longueur des séries $L_1(x) = (p_1)^{x-1} (1-p_1)$, $L_2(x) = (p_2)^{x-1} (1-p_2)$, soit par les probabilités des états en fonction du rang du noeud $Q(0) = \Pi$, $Q(1)$, ..., $Q(n)$, ...

Le graphe suivant (Fig.11) décrit les états et les transitions.

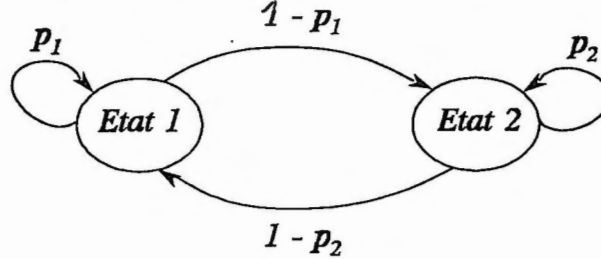


Figure 11

Le long de la tige, en partant d'un bout où les proportions sont $Q(0)$, si $p_1 > 0$ et $p_2 > 0$ (chaîne de Markov irréductible), on va aboutir, à partir d'un rang de noeud donné à une loi de probabilité des états-limite notée Q^* avec :

$$(q_1^*, q_2^*) = (q_1^*, q_2^*) \begin{pmatrix} p_1 & 1-p_1 \\ 1-p_2 & p_2 \end{pmatrix}$$

Les probabilités des états-limite (q_1^*, q_2^*) sont donc solution du système d'équations suivant :

$$\begin{cases} q_1^* (1-p_1) = q_2^* (1-p_2) \\ q_1^* + q_2^* = 1 \end{cases}$$

Nous en déduisons :

$$q_1^* = \frac{(1-p_2)}{(1-p_1) + (1-p_2)}, \quad q_2^* = \frac{(1-p_1)}{(1-p_1) + (1-p_2)}$$

Les estimateurs des paramètres de notre chaîne de Markov sont donnés par :

$$\pi_1^* = \frac{N(S_0=1)}{N(S_0=1) + N(S_0=2)}$$

$$p_1^* = \frac{N(S_n=1, S_{n+1}=1)}{N(S_n=1, S_{n+1}=1) + N(S_n=1, S_{n+1}=2)}$$

$$p_2^* = \frac{N(S_n=2, S_{n+1}=2)}{N(S_n=2, S_{n+1}=1) + N(S_n=2, S_{n+1}=2)}$$

où $N(S_0=1)$ est le nombre de branches commençant par un noeud non-fleuri et $N(S_n=1, S_{n+1}=1)$ est le nombre de successions de 2 noeuds non-fleuris dans l'ensemble des branches observées. De simples comptages sur les branches de vanille permettent donc d'estimer les paramètres de notre chaîne de Markov à 2 états.

Observons en détail quelques cas particuliers.

→ Si $p_2 = 1$, le système reste dans l'état 2 dès que celui-ci est atteint (Fig.12). On parle alors d'état absorbant.

Exemple:

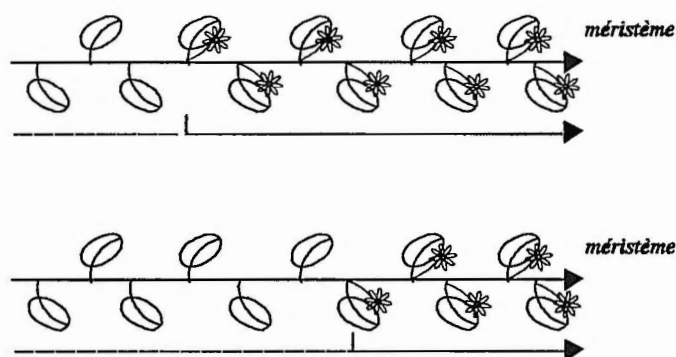


Figure 12

On peut écrire directement :

$$\begin{aligned} q_2(n) &= \pi_2 + \pi_1 \left((1-p_1) + p_1(1-p_1) + \dots + (p_1)^{n-1}(1-p_1) \right) \\ &= \pi_2 + (1-\pi_2)(1-(p_1)^n) \\ &= 1 - (p_1)^n(1-\pi_2) \end{aligned}$$

La figure 13 montre l'évolution de la proportion des P.A. avec le rang du noeud.

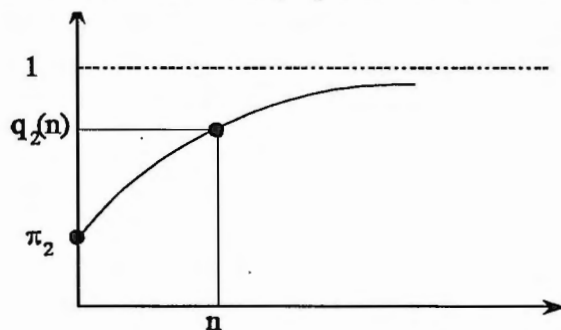


Figure 13

→ Si $P = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$, il n'y a que deux sortes d'axes en proportion π_1 et π_2 (Fig.14).

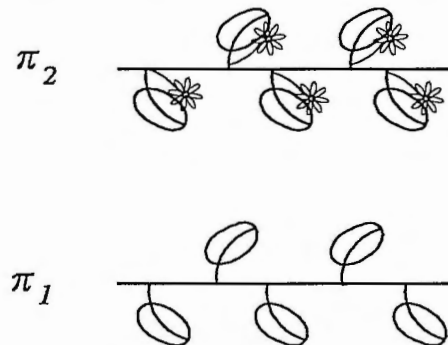


Figure 14

→ Si $P = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$, on a une alternance indéfinie (Fig.15), et dans ce cas $q_1^* = q_2^* = 0.5$.

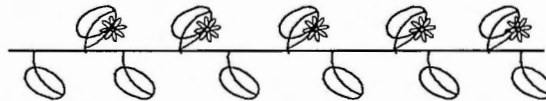


Figure 15

→ Si $P_1 + P_2 = 1$ alors la stabilité dans l'état P_2 correspond à la probabilité de trouver l'état 2 sur un noeud. On a : $q_2 = P_2$.

IV) Fonctionnement de la floraison de la Vanille: aspects quantitatifs.

1) Introduction.

La floraison a été étudiée sur des rameaux dont l'apex a subi une mort naturelle ou une décapitation. Expérimentalement parlant, on note que la floraison est rare sur des rameaux en croissance, et peut être considérée comme négligeable. Après mort ou décapitation de l'apex, on peut observer qu'une floraison très diffuse apparaît à l'extrémité du rameau, et diminue selon un gradient lorsque l'on s'en éloigne. Au delà d'un certain nombre d'entre-noeuds (> 50), les chances d'observer une floraison sont faibles.

Les résultats quantitatifs s'expriment sur 3 types d'analyses numériques :

- 1- les lois de longueur des séries de noeuds fleuris ou non-fleuris,
- 2- l'homogénéité de ces états,
- 3- la probabilité de trouver une fleur sur un noeud.

2) Cas des rameaux subissant une mort naturelle.

a- Statistique des noeuds fleuris.

Si l'on rassemble en histogramme les classes de noeuds successifs fleuris sur la totalité de l'échantillon (Fig.16), on constate un bon ajustement avec une loi géométrique de paramètre $(1 - p_2) = 0.82$.

La Vanille.

(Analyse par le sommet des branches mortes.)

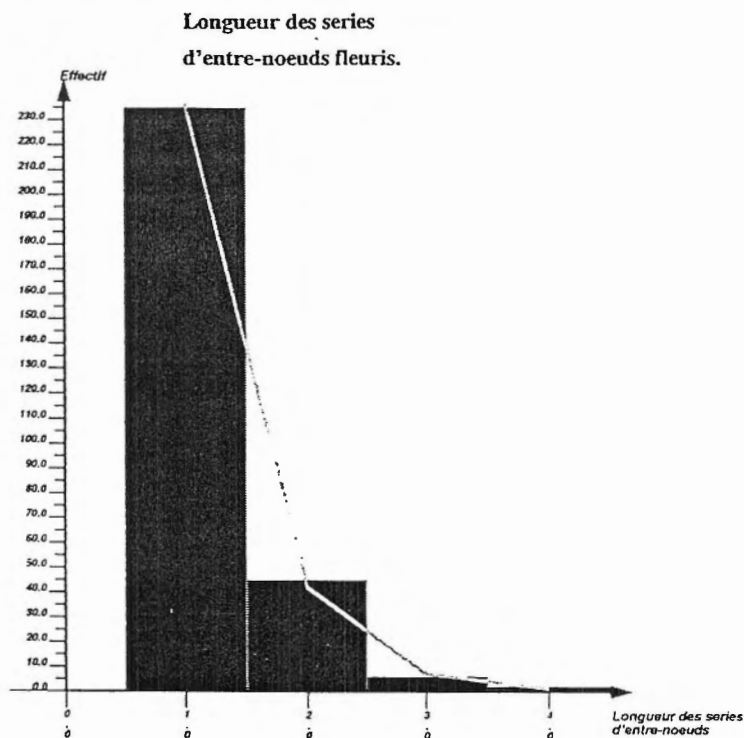


Figure 16

Ceci est sans doute dû à l'homogénéité du processus de floraison. La loi des séries de fleurs ne dépend pas de leurs positions.

L'homogénéité de l'état se visualise sur la figure 17 où l'on a échantillonné la probabilité de rester dans l'état fleuri en fonction du rang du noeud à partir du sommet. On constate des oscillations aléatoires de faibles valeurs autour d'une moyenne $p_2 = 0.18$ sans qu'il y ait une évolution significative de ce paramètre. Ceci confirme que l'état fleuri est homogène.

Par ailleurs, la floraison a une faible intensité et il est rare de trouver plus de 2 fleurs successives.

Evolution de la probabilité de l'état fleuri.

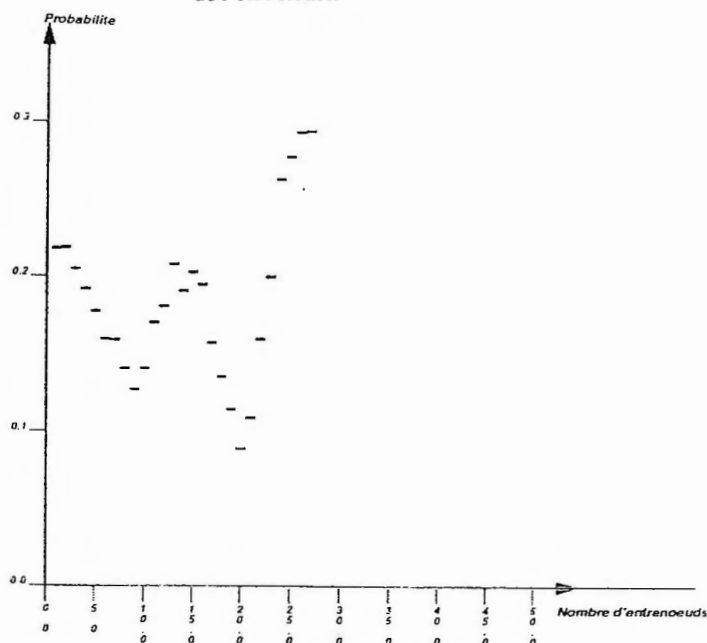


Figure 17

b- Statistique des noeuds non fleuris.

Les classes des séries de noeuds non fleuris sont rassemblées dans un histogramme (Fig.18).

On constate que ces séries peuvent être longues (plus de 60 entre-noeuds). Enfin, il y a une déviation significative par rapport à la loi géométrique. Ceci peut être dû à la fois au fait de la non homogénéité du processus, et au fait d'un processus markovien d'ordre supérieur à 1. Notons que c'est surtout la classe numéro 1 qui diverge de la loi géométrique attendue.

La Vanille.

(Analyse par le sommet des branches mortes.)
Longueur des séries d'entre-nœuds
non fleuris.

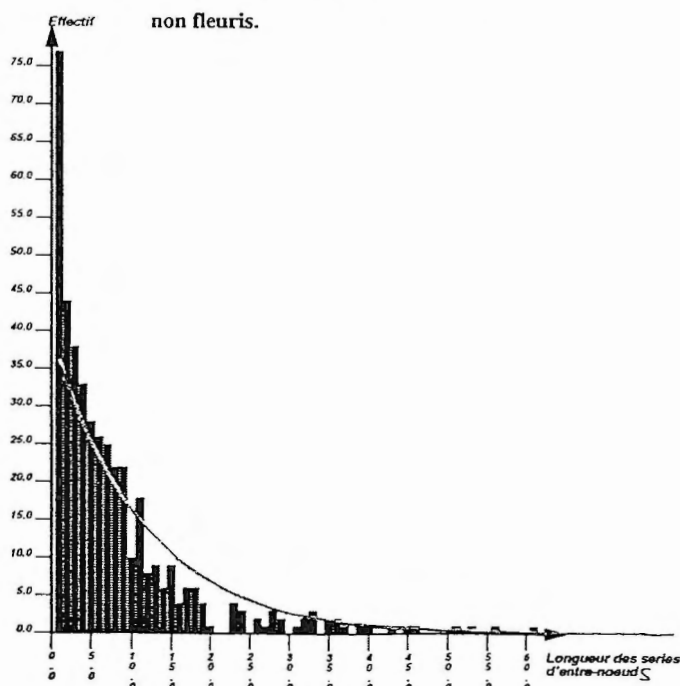


Figure 18

Par ailleurs, la probabilité de rester dans l'état non-fleuri n'est pas homogène (Fig.19). On passe en 30 entre-noeuds de $p_1 = 0.7$ à $p_1 = 1.0$. Cela donne bien la description numérique de la distribution de la floraison liée à l'éloignement du sommet.

La non-homogénéité explique la déviation de la statistique des séries de noeuds non-fleuris. Par rapport à la loi géométrique, une simulation du processus montre la diminution attendue si on avait affaire à un processus de Markov d'ordre 1 non-homogène avec les valeurs numériques observées (Cf.IV.4.b).

La Vanille.

(Analyse par le sommet des branches mortes.)

Evolution de la probabilité
de l'état non fleuri.

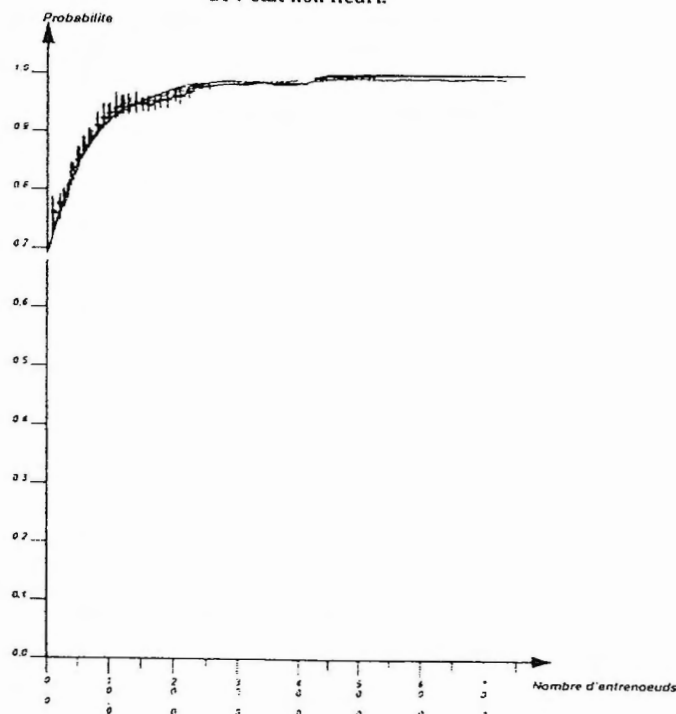


Figure 19

c- Probabilité de l'état fleuri sur un rameau de vanille avec mort naturelle.

La figure 20 montre la décroissance progressive de la floraison moyenne calculée à partir des états non-fleuris et fleuris avec leur évolution. On part de **30%** de chance d'avoir une floraison au sommet, à **5%** au 20^{ème} noeud.

(Analyse par le sommet des branches mortes)

Probabilités des états fleuris et non fleuris.

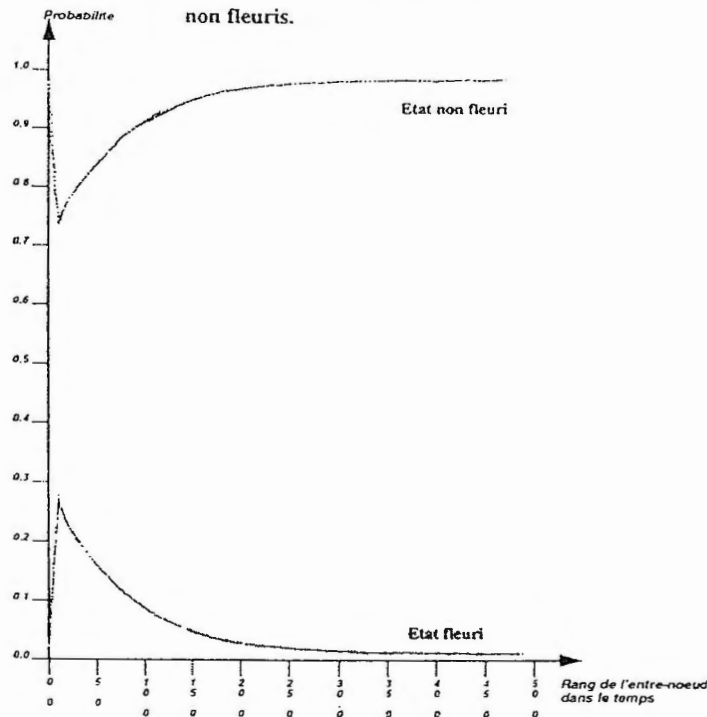


Figure 20

3) Cas des rameaux dont les apex ont été décapités.

L'échantillon observé est de taille moindre, mais les résultats sont de même nature quoique différents significativement sur le plan numérique.

a- Statistiques des noeuds fleuris.

Les séries de noeuds fleuris sont aussi distribuées selon une loi géométrique (Fig.21) de paramètre $(1 - p_2) = 0.75$.

La Vanille.

(Analyse par le sommet des branches décapitées)

Longueur des séries d'entre-noeuds fleuris.

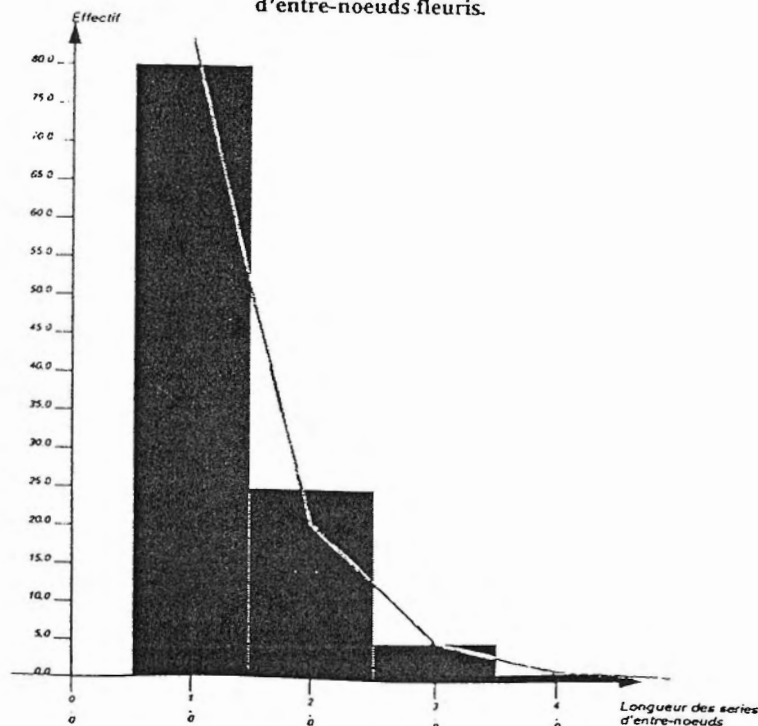


Figure 21

L'homogénéité de l'état fleuri est confirmée par la figure 22. La valeur moyenne $p_2 = 0.25$ caractérise l'homogénéité de l'état fleuri.

La Vanille.
(Analyse par le sommet des branches decapitees)
Evolution de la probabilité
de l'état fleuri.

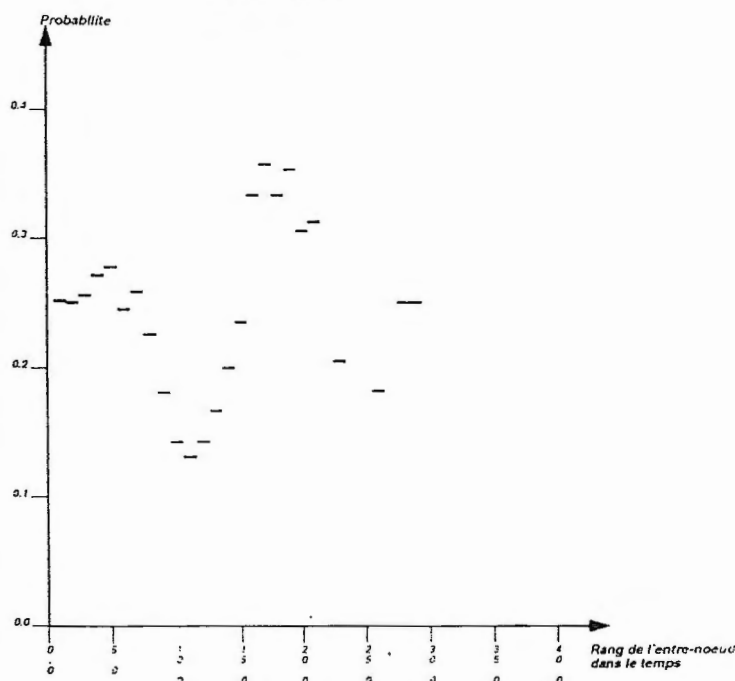


Figure 22

b- Statistique des noeuds non fleuris.

De même que dans l'expérience précédente, l'état non-fleuri est caractérisé par une distribution des longueurs significativement différente d'une loi géométrique (Fig.23).

La probabilité p_1 de rester dans l'état non-fleuri n'est pas homogène et on évolue de $p_1 = 0.59$ à $p_1 = 1.0$ en 30 entre-noeuds. On observera l'évolution de ce paramètre sur la figure 24.

On observera parallèlement une évolution de la fréquence de la floraison du sommet vers la base du rameau de vanille (Fig.25).

La Vanille.
(Analyse par le sommet des branches decapitees)

Longueur des series
d'entre-noeuds non fleuris.

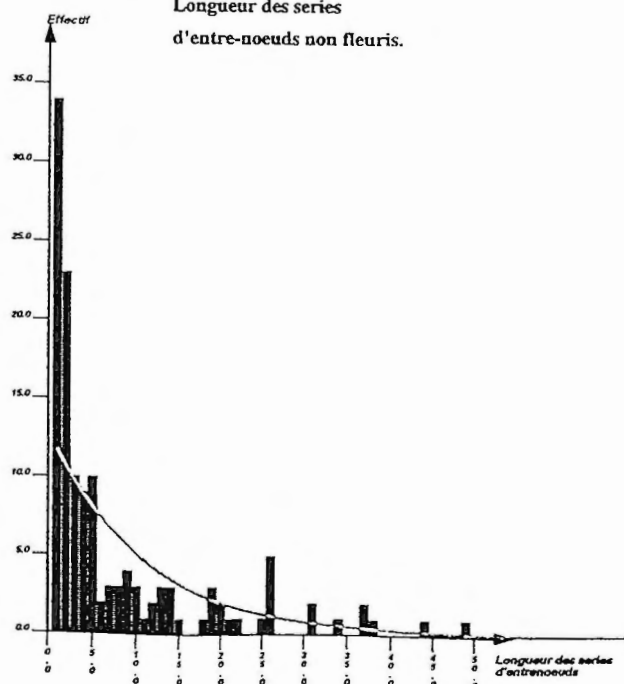


Figure 23

La Vanille.

(Analyse par le sommet des branches decapitees)

15

Evolution de la probabilité
de l'état non fleuri.

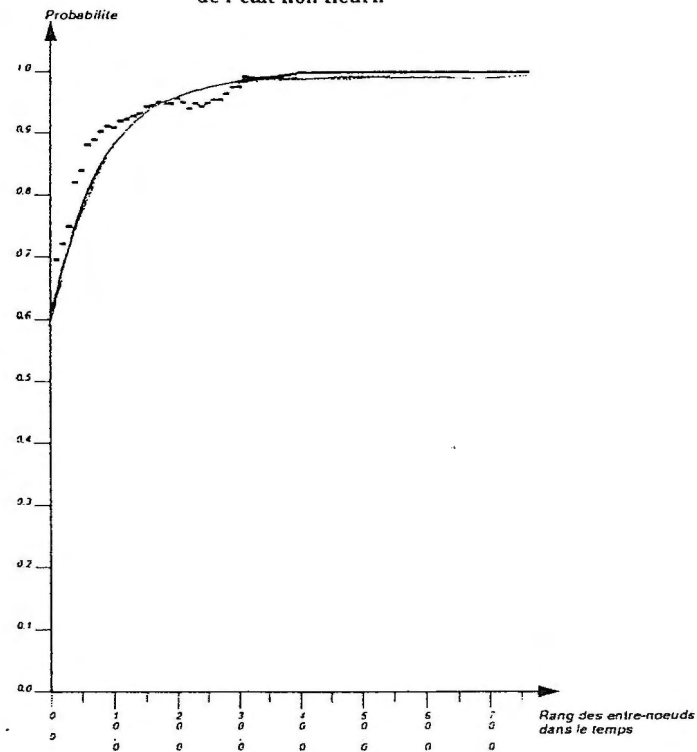


Figure 24

La Vanille.

(Analyse par le sommet des branches decapitees)

Probabilités des états fleuris
et non fleuris.

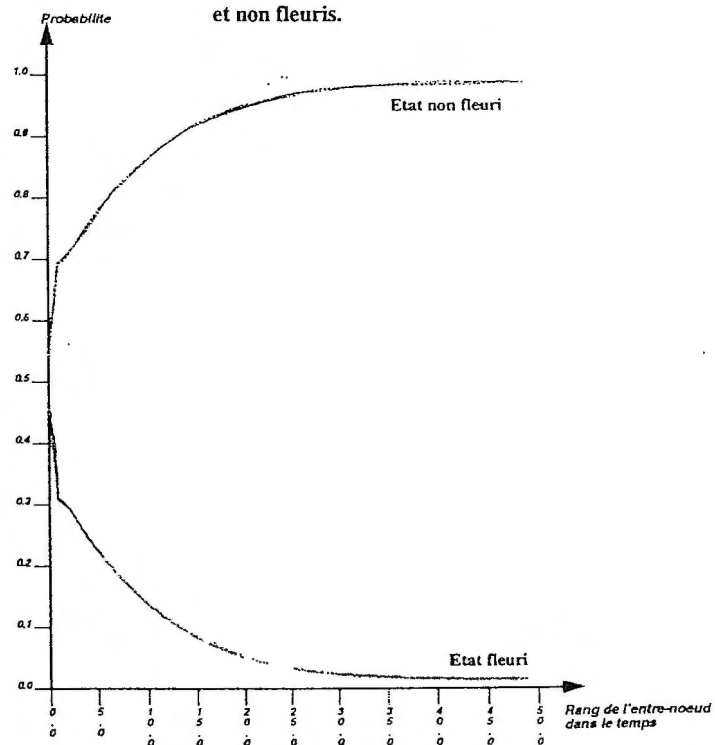


Figure 25

4) Simulation de la floraison de la vanille.

a- Effet de la décapitation.

La décapitation change de manière très significative la floraison de la vanille. On peut estimer les productions de fleurs en simulant 1000 axes de chaque type à partir des modèles estimés, et ceci en respectant les distributions de longueur d'axe des 2 échantillons expérimentaux. On obtient ainsi :

- 2268 fleurs dans le cas mort naturelle,
- 3255 fleurs dans le cas de la décapitation.

Le gain significatif apporté par l'opération est de **44 %**. Un calcul économique doit permettre de montrer si cette opération est rentable.

b - Comparaison expérimentation/simulation.

Seules les distributions des séries d'entre-nœuds non fleuries sont perturbées par l'inégalité des longueurs des branches, car ces séries sont très étalées. Il est donc intéressant de simuler la floraison des rameaux en tenant compte à la fois de la variation de la longueur des branches et de la non-homogénéité du processus de floraison. Cette simulation a été réalisée pour 1000 branches et les effectifs ont ensuite été ramenés au nombre d'observations de façon à obtenir un lissage qui rapproche de la loi théorique. On peut voir sur les figures 26 et 27 le bon accord entre l'observation et la simulation. Ceci permet de garder l'hypothèse simple que la stabilité de l'état non fleuri est un processus de markov d'ordre 1, tout comme celui de la stabilité de l'état fleuri.

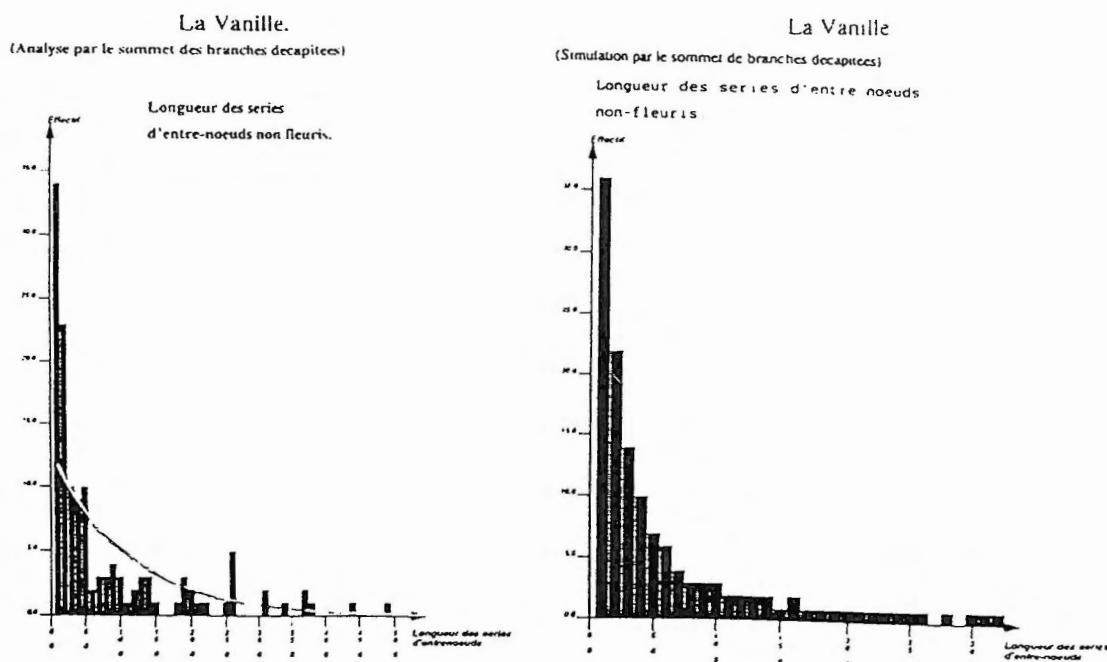
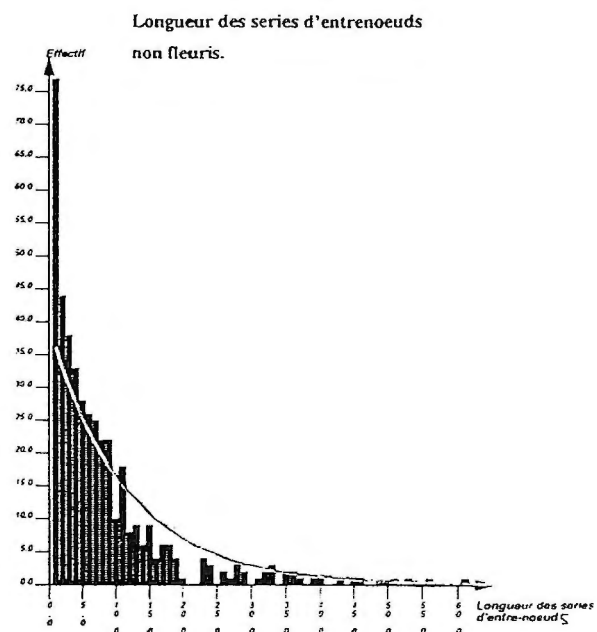


Figure 26

(Analyse par le sommet des branches mortes.)



(Simulation par le sommet de branches mortes)

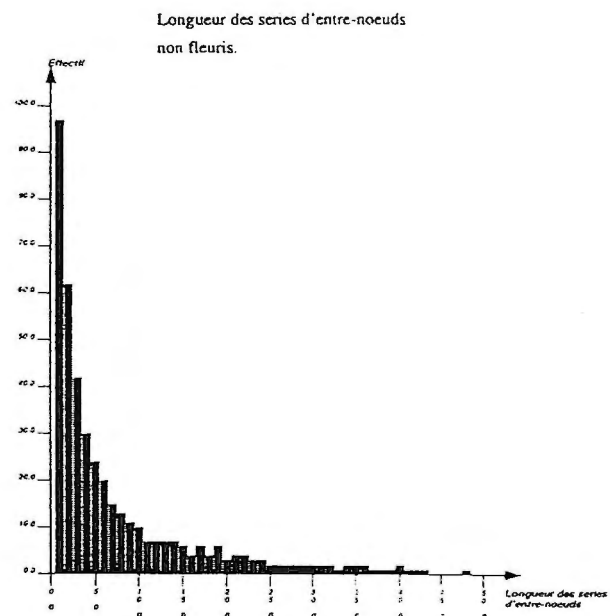


Figure 27

V) Conclusion.

L'analyse mathématique effectuée au Laboratoire de Modélisation du CIRAD/GERDAT montre que la répartition des inflorescences sur les bouts pendants de la vanille peut être modélisée de façon très précise à l'aide de la théorie des chaînes de Markov.

Qu'il s'agisse des bouts pendants décapités volontairement ou de ceux qui ont subi une mort naturelle, il apparaît que le mode de floraison est de même nature et s'exprime dans les deux cas par un gradient de floraison acropète, c'est à dire que la probabilité d'avoir une fleur diminue à mesure que l'on s'éloigne du sommet de la tige.

L'analyse mathématique montre que ce gradient n'est pas dû à une modification de la loi des séries de fleurs qui reste stable tout au long des tiges mais à une évolution de la loi des séries de "*non fleurs*". En effet, l'intervalle entre 2 séries de fleurs augmente à mesure que l'on s'éloigne du sommet de la tige. Dans la théorie des chaînes de Markov, cela se traduit en qualifiant l'état fleuri d'homogène et l'état non-fleuri de non-homogène.

La comparaison des tiges décapitées par rapport à celles qui sont mortes naturellement montre que la décapitation augmente la floraison des bouts pendants. Par simulation, on a montré que la décapitation volontaire augmentait de **44 %** la production de fleurs. Cette augmentation est en partie due à la probabilité de rester dans l'état fleuri plus grande dans le cas des tiges "*décapitées*" (**0.25**) que dans celui des tiges mortes naturellement (**0.18**). Les séries de fleurs dans le cas décapité sont donc en moyenne un peu plus longues que dans le cas de "*mort naturelle*". Mais l'augmentation de la production de fleurs est surtout due à la longueur des intervalles entre les séries de fleurs toujours un peu plus petite dans le cas décapité que dans le cas de mort naturelle, et ceci quelle que soit la position le long de la tige (Fig.18 et Fig.22).

L'interprétation exacte de ces différences nécessiterait une étude plus poussée sur les périodes de décapitation par rapport à celles de mort naturelle qui sont probablement plus étalées. De même, il serait intéressant de comparer la répartition et la production d'inflorescences sur les bouts pendants en croissance par rapport à ceux analysés ici, cette analyse n'ayant pu être réalisée dans le cadre de ce travail faute d'effectifs.

Sur les échantillons étudiés, l'influence de l'arcure sur la floraison a été testée mais n'a pas été présentée faute de résultats concluants.